ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

Année scolaire
1888-1889

N° 2

LE SYSTÈME NERVEUX
DES
CRUSTACÉS DÉCAPODES
ET SES RAPPORTS AVEC L'APPAREIL CIRCULATOIRE

THÈSE

POUR L'OBTENTION DU DIPLOME DE PHARMACIEN DE 1re CLASSE

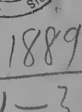
Présentée et soutenue le février 1889

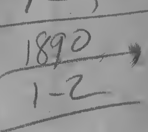
PAR

EUGÈNE-LOUIS BOUVIER

Né à Saint-Laurent-du-Jura, le 9 avril 1856.

JURY
MM. MILNE-EDWARDS........ *Président.*
GUIGNARD.............. *Professeur.*
CHASTAING............. *Agrégé.*





PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1889

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

Année scolaire 1888-1889

N° 2

LE SYSTÈME NERVEUX

DES

CRUSTACÉS DÉCAPODES

ET SES RAPPORTS AVEC L'APPAREIL CIRCULATOIRE

THÈSE

POUR L'OBTENTION DU DIPLOME DE PHARMACIEN DE 1re CLASSE

Présentée et soutenue le février 1889

PAR

EUGÈNE-LOUIS BOUVIER

Né à Saint-Laurent-du-Jura, le 9 avril 1856.

JURY	MM. MILNE-EDWARDS	*Président.*
	GUIGNARD	*Professeur.*
	CHASTAING	*Agrégé.*

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1889

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE

DE PARIS

ADMINISTRATION

MM. G. PLANCHON, Directeur, ☼, ✿ I.
A. MILNE-EDWARDS, Assesseur, Membre de l'Institut, O ☼, ✿ I.
E. MADOULÉ, Secrétaire, ✿ I.

PROFESSEURS	MM. A. MILNE-EDWARDS, O ☼, ✿ I.	Zoologie.
	PLANCHON, ☼, ✿ I.	Matière médicale.
	RICHE, O ☼, ✿ I.	Chimie minérale.
	JUNGFLEISCH, ☼, ✿ I.	Chimie organique.
	LE ROUX, ☼, ✿ I.	Physique.
	BOURGOIN, ☼, ✿ I.	Pharmacie galénique.
	BOUCHARDAT, ✿ I.	Hydrologie et minéralogie.
	MARCHAND, ✿ I.	Cryptogamie.
	PRUNIER, ✿ A.	Pharmacie chimique.
	MOISSAN, ☼, ✿ A.	Toxicologie.
	GUIGNARD, ✿ A.	Botanique.
	VILLIERS-MORIAMÉ, ✿ A, *agrégé*	Chimie analytique. *(Cours complémentaire.)*

Directeur honoraire : M. CHATIN, Membre de l'Institut, O ☼, ✿ I.
Professeurs honoraires : MM. BERTHELOT, Membre de l'Institut, G. O. ☼, ✿ I.
— — CHATIN, Membre de l'Institut, O ☼, ✿ I.

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. BEAUREGARD, ✿ I.
CHASTAING, ✿ A.

MM. QUESNEVILLE, ✿ A.
VILLIERS-MORIAMÉ, ✿ A.

CHEFS DES TRAVAUX PRATIQUES

MM. LEIDIÉ ✿ A : 1re année............ Chimie.
LEXTRAIT, ✿ A : 2e année......... Chimie.
HÉRAIL : 3e année................. Micrographie.

Bibliothécaire : M. DORVEAUX.

Corbeil. — Imprimerie Crété.

A MON CHER MAITRE

M. DELARBRE

PHARMACIEN A PARIS

Hommage de reconnaissance.

LE SYSTÈME NERVEUX

DES

CRUSTACÉS DÉCAPODES

ET SES RAPPORTS AVEC L'APPAREIL CIRCULATOIRE

Par M. E. L. BOUVIER.



---

§ Ier. — Historique.

Ce modeste travail a pour but d'étudier les ganglions nerveux des Crustacés décapodes dans les rapports qu'ils présentent entre eux et avec l'appareil circulatoire. Les lois générales qui régissent ces phénomènes ont été magistralement mises en évidence, il y a plus d'un demi-siècle, par H. Milne-Edwards; il ne reste plus, par suite, qu'à justifier ces lois par de nouveaux exemples, montrer les modifications sous lesquelles elles se présentent, et les appliquer à la recherche des affinités naturelles des différents types. Le résumé historique suivant, malgré sa brièveté, justifiera l'utilité de cette étude et mettra d'ailleurs au courant une bibliographie qui n'a pas été traitée, que je sache, depuis Milne-Edwards.

Les premières recherches sur le système nerveux des crustacés remontent à 1672 et furent faites par Thomas Willis (1). Ce savant décrit le cerveau de l'Écrevisse, les deux connectifs qui en partent et qui constituent le collier œsophagien, enfin la chaîne ventrale formée par deux cor-

(1) Willis, *De anima brutorum quæ Hominis vitalis ac sensitiva est, exercitationes duæ*, Londres, 1672.

dons alternativement disjoints et réunis; Willis compare cette chaîne ventrale à la moelle épinière des animaux vertébrés. Au siècle suivant, Swammerdam (1) étudie en détails le système nerveux du Pagure; figure et description sont d'une exactitude rigoureuse et n'ont pas été surpassées depuis; on reviendra plus loin sur cette étude remarquable, et il nous suffira de faire observer ici que le cerveau, le collier œsophagien, la masse ganglionnaire thoracique et *cinq ganglions abdominaux* forment les parties essentielles du système nerveux du Pagure.

En 1755, Rösel (2) méconnaît complètement le système nerveux de l'Écrevisse; il ne signale que la portion abdominale de sa chaîne ventrale, et il la considère comme un vaisseau qui se distingue des autres en ce qu'il présente de petites nodosités. En 1790, Herbst (3) relève simplement la figure et la description de Rösel, il réédite le système nerveux du Pagure d'après Swammerdam, mais il décrit, pour la première fois, un système nerveux de crabe. Ce système nerveux se compose de deux cerveaux; l'un d'eux, situé en avant, au-dessus de l'œsophage, correspond au cerveau normal; l'autre, situé sur la face ventrale, au-dessous de l'œsophage, représente la masse ganglionnaire thoracique des crabes. L'auteur signale le collier œsophagien qui met en relation les deux centres, et il mentionne en outre, avec une exactitude assez grande, les principaux nerfs de l'organisme. Il est fâcheux que Herbst ait accepté sans vérification les assertions erronées de Rösel, car son étude des crabes est suffisamment remarquable pour l'époque où elle a été faite.

Avec Cuvier (4), nous entrons dans le domaine des études

(1) Swammerdam, *Histoire naturelle des Insectes*, traduite du *Biblia naturæ*. Coll. acad., partie étrangère, t. V, p. 122.

(2) Rösel, *Der monathlich herausgegeben Insecten Belustigung*, dritter Theil, Nürnberg, 1755.

(3) Herbst, *Versuch einer Naturgeschischte der Krabben und Krebse*, Berlin und Stralsund, 1790.

(4) Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée*, t. III.

exactes et précises, et nous pouvons signaler un essai de généralisation : « Dans les décapodes à longue queue, la partie moyenne du système est un cordon noueux qui se prolonge d'une extrémité à l'autre ; dans ceux à courte queue, vulgairement nommés crabes, il y a au milieu de l'abdomen un anneau ou un disque médullaire d'où les nerfs du corps partent comme des rayons. » L'illustre savant observe la commissure qui réunit en arrière de l'œsophage les deux branches du collier œsophagien, sur ces branches il indique deux petits ganglions sympathiques ; enfin, il décrit très exactement, dans ses parties essentielles, le système nerveux de l'Écrevisse, du Homard, du Crabe enragé et du Crabe maja. Parlant du système nerveux du Pagure, Cuvier dit que ce crustacé « paraît avoir beaucoup moins de ganglions que l'Écrevisse ».

Cuvier a beaucoup mieux étudié le système nerveux des Crustacés que leur appareil circulatoire, aussi ne fait-il aucune mention des rapports très curieux qui existent entre ces deux sortes d'organes. Même lacune produite par les mêmes causes dans Suckow (1) : le système nerveux du Homard, seule espèce étudiée par l'auteur, est figuré avec beaucoup de soin, mais la commissure post-œsophagienne n'est pas représentée. En 1825, Lund (2) signale pour la première fois, dans la même espèce, les rapports du système nerveux avec l'appareil circulatoire ; l'artère sternale, dit-il, traverse verticalement la chaîne nerveuse dans la région thoracique et, arrivée au-dessous de la chaîne nerveuse, se divise en deux branches médianes situées au-dessous de celle-ci. Ces conclusions seront justifiées et singulièrement précisées par Milne-Edwards.

En 1828, Straus-Durckheim (3) tente une généralisation

(1) Suckow, *Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Insekten und Krustenthiere*, 1er vol., 1er cahier, Heidelberg, 1818.

(2) Lund, *Zweifel an dem Daseyn eines Circulations-systems bey den Crustaceen*, Isis, vol. XVI-XVII.

(3) Straus-Durckheim, *Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés.*

des phénomènes relatifs au système nerveux dans tout le groupe des animaux articulés. Cette généralisation est d'une complexité au moins aussi grande que les phénomènes qu'elle veut expliquer; elle ne comprend pas moins de huit lois, mais nous ne relèverons ici que celles en rapport immédiat avec le sujet qui nous occupe.

« 1° Toutes les fois que le corps est composé de segments semblables, on trouve à la moelle épinière autant de paires de ganglions qu'il y a de sternums au corps, variant en volume selon la masse des organes de la vie de relation que chaque segment contient, et suivant la plus ou moins grande activité de ces organes. » La Scolopendre peut servir de type à cette loi, de même que bon nombre de Crustacés édriophthalmes.

« 2° Lorsque le tronc est composé de segments soit mobiles, soit immobiles, soit même soudés, mais toujours distincts dans leur région sternale, tandis que l'abdomen est formé de segments bien mobiles, les paires de ganglions se répètent dans chaque segment de l'une et l'autre partie, en suivant pour la grosseur la proportion des organes de la vie de relation renfermée dans chaque segment. » Ex. : l'Écrevisse.

« 3° Quand le tronc se trouve formé de segments, soit mobiles, soit immobiles, soit soudés, mais distincts dans leur partie sternale, tandis que ceux de l'abdomen sont immobiles, dépourvus inférieurement de muscles moteurs, que ces segments soient d'ailleurs soudés ou non, les ganglions se répètent dans les segments du tronc seulement, comme dans le cas précédent, mais l'abdomen n'en renferme point et reçoit ses nerfs de la dernière paire de ganglions du tronc, qui est alors plus grosse que les autres. La partie terminale du cordon de la moelle épinière se prolonge jusque vers l'extrémité de l'abdomen, où ils se distribuent. »

Ces lois sont approchées plutôt qu'absolues; elles ressemblent bien plus à des résumés partiels qu'à des lois proprement dites et, malgré leur nombre et leur complexité, elles ne sont guère que la paraphrase des proposi-

tions, remarquablement concises, formulées par Cuvier. L'auteur, du reste, les a maintenues beaucoup plus tard (1), à une époque où Audouin et Milne-Edwards avaient depuis longtemps fait la synthèse des phénomènes qui président à la constitution du système nerveux chez les Crustacés.

C'est à ces savants, en effet, que l'on doit à peu près toutes les connaissances précises que nous possédons actuellement sur le système nerveux des animaux de cette classe.

L'année même où Straus-Durckheim publiait son travail sur les Articulés, Audouin et Milne-Edwards (2) étudiaient le système nerveux dans un très grand nombre de Crustacés et montraient, avec une pleine évidence, que la forme typique de ce système est une double chaîne ganglionnaire susceptible de se concentrer à la fois dans le sens transversal (abdomen de l'Écrevisse et du Palémon) et dans le sens longitudinal (Crabes). Après la mort d'Audouin, Milne-Edwards étendit et résuma ses travaux, dans ses essais sur l'organisation des Crustacés appliquée à la classification (3), puis dans son histoire naturelle des crustacés (4), enfin dans son grand traité (5) de physiologie et d'anatomie comparée. A peu près à la même époque, Ratkhe (6) publiait en Allemagne ses belles recherches sur le développement de l'Écrevisse et justifiait les découvertes des savants français en établissant que le système nerveux de notre crustacé d'eau douce, à l'état larvaire, se compose d'une double chaîne de ganglions bien distincts et groupés en autant de paires qu'il y a de membres. Milne-Edwards fait observer

(1) Straus-Durckheim, *Traité pratique et théorique d'anatomie comparative*, Paris, 1842.

(2) Audouin et Milne Edwards. Troisième mémoire sur l'anatomie et la physiologie des Crustacés; recherches anatomiques sur le système nerveux. *Ann. sc. nat.*, t. XIV, 1828.

(3) H. Milne-Edwards. Recherches sur l'organisation et la classification des Crustacés décapodes. *Ann. sc. nat.*, t. XXV, 1832.

(4) H. Milne-Edwards, *Histoire naturelle des Crustacés*, t. I[er], 1834.

(5) H. Milne-Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*, t. II, 1874.

(6) Rathke, *Untersuchungen über die Bildung und Entwickelung des Flusskrebsen*, 1829.

que les découvertes de Ratkhe établissent un parallélisme remarquable entre les modifications progressives du système nerveux dans l'individu et dans le groupe auquel appartient l'individu; il en conclut (1) « que le système nerveux des Crustacés se compose toujours de noyaux médullaires, dont le nombre normal est égal à celui des membres et que toutes les modifications qu'on y rencontre, soit à diverses époques de l'incubation, soit dans différentes espèces de la série, dépendent principalement des rapprochements plus ou moins complèts de ces noyaux, agglomération qui s'opère des côtés vers la ligne médiane, en même temps que dans la direction longitudinale ; mais peuvent aussi tenir en partie à un arrêt de développement dans un certain nombre de ces noyaux ».

Du reste, Milne-Edwards n'a pas borné ses recherches à l'animal adulte, et il a devancé Ratkhe dans l'étude des formes plus jeunes, en étudiant le système nerveux du Phyllosome; je me hâte d'ajouter, il est vrai, qu'à l'époque où parut le mémoire du savant français, le Phyllosome était considéré comme un crustacé adulte et non comme la forme larvaire de la Langouste. Les larves de Crustacés décapodes ont été d'abord étudiées, dans leur ensemble, par M. Gerbe (2), à une époque beaucoup plus rapprochée de la nôtre (vers 1874), et il résulte de cette étude que les larves zoé des crabes présentent des ganglions abdominaux qui n'existent plus, au moins dans cette région, dans l'animal adulte. De nos jours, M. Claus (3) est revenu incidemment sur ce sujet en étudiant l'appareil circulatoire des formes larvaires chez les Crustacés décapodes. Les figures nombreuses qui accompagnent le curieux mémoire du savant professeur de Vienne représentent, totalement ou en partie, la chaîne nerveuse abdominale des larves de Crangons, de Pagures, de Porcellanes, de divers Crabes, etc., et toutes mettent en évidence,

(1) Milne-Edwards, *Histoire naturelle des Crustacés*, t. Ier, p. 147.
(2) Cité par Milne-Edwards, dans son *Traité de physiologie et d'anatomie comparée*, t. XI, 1874.
(3) Claus, *Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. Arbeiten aus dem zool. Instit. der Univ. Wien*, t. V, 1884.

avec la plus grande netteté, la présence d'une chaîne ganglionnaire scalariforme abdominale dans ces différentes formes larvaires, résultat qui s'accorde d'ailleurs parfaitement avec les conclusions de M. Gerbe, et qui démontre, d'une manière irréfutable, qu'on ne saurait nullement conclure du système nerveux de la larve à celui de l'animal adulte et réciproquement.

Je pourrais clore ici cette revue bibliographique, car tous les travaux postérieurs à ceux de Milne-Edwards ne font que justifier les conclusions auxquelles ce savant est arrivé; signalons toutefois pour mémoire les travaux de Swann (1), de Newport (2), de Hunter (3) sur le système nerveux du Homard; de Brandt et Ratzeburg (4), de M. Lemoine (5) et de M. Huxley (6) sur le système nerveux de l'Écrevisse; quelques mots de Fr. Müller (7) sur celui des Porcellanes; enfin les traités de zoologie ou d'anatomie comparée de Richard Owen (8), de Siebold et Stannius (9), de Gegenbaur (10) et de Claus (11).

Je reviendrai toutefois sur un certain nombre de ces travaux pour montrer qu'il importe d'éclaircir quelques points encore en litige, dans l'organisation fondamentale du système nerveux. Milne-Edwards s'accorde avec Cuvier pour attribuer au Crabe enragé (*Carcinus mœnas*) une masse

(1) Swann, *Illustrations of the comparative anatomy of the nervous system*, 1835.

(2) Newport, *On the nervous system of the Sphinx ligustri. Philosoph. Transactions*, 1834.

(3) *Descriptive and illustrated catalogue of the physiological series of comp. anat. contained in the Museum of the royal college of surgeons.*

(4) Brandt et Ratzeburg, *Medizinische Zoologie*, 1829.

(5) Lemoine. Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux, musculaire et glandulaire de l'Écrevisse. *Ann. sc. nat.*, 5e série, t. IX, 1868.

(6) Huxley, *L'Écrevisse*, introduction à l'étude de la zoologie, édition anglaise, 1877, édition française, 1880.

(7) Fr. Müller, *Die Verwandlung der Porcelanen*, 1862.

(8) Owen, *Lectures on the comparative anat. and physiol. of the invertebrate animals*, 2e édition, Londres, 1858.

(9) Siebold et Stannius, *Nouveau manuel d'anatomie comparée*, trad. française, t. I, 1850.

(10) Gegenbaur, *Manuel d'anatomie comparée*, trad. française, 1874.

(11) Claus, *Traité de zoologie*, 2e édition, trad. française, 1883.

ganglionnaire thoracique perforée se prolongeant en arrière dans un cordon impair destiné à l'abdomen; ce tronc nerveux, dit l'auteur, « ne présente point de renflement ganglionnaire comme dans les Décapodes macroures, et cette disposition est en rapport avec l'état presque rudimentaire de cette partie du corps ». C'est aussi l'opinion de Siebold et Stannius, de M. Richard Owen, de M. Claus; mais, dans le *Traité de zoologie* de ce dernier savant, on trouve la figure du système nerveux du *Carcinus mœnas*, représentée d'après Milne-Edwards, et dans cette figure, la masse ganglionnaire thoracique se prolonge dans un cordon que le traducteur indique comme la « terminaison de la chaîne ventrale » (1). Je n'insisterais pas sur cette expression, au moins équivoque, si beaucoup d'élèves ne cherchaient encore aujourd'hui, dans les Crabes, un rudiment de la chaîne nerveuse abdominale; ce rudiment n'existe pas et le *Carcinus mœnas* ressemble en cela à tous les autres Crabes parfaitement caractérisés.

Une autre question, beaucoup plus discutée, est celle du système nerveux des Pagures. Il n'est peut-être pas de système nerveux plus facile à préparer, et il n'en est pas sur lequel on soit moins fixé à l'heure actuelle. J'ai déjà dit que Swammerdam attribuait aux Pagures une chaîne nerveuse abdominale composée de cinq ganglions, et que Cuvier s'exprimait à ce sujet d'une manière assez vague. D'après M. Richard Owen, au contraire, les Pagures n'auraient qu'un seul ganglion abdominal, et c'est aussi l'opinion de Siebold et Stannius, de Gegenbaur et de Claus. Il suffit de lire la plupart de ces auteurs pour se convaincre des notions peu exactes qu'on possède sur le système nerveux des Anomoures de Milne-Edwards en général et des Pagures en particulier. « Chez les Anomoures, dit M. Gegenbaur (2), outre une réduction dans le nombre de ganglions thoraciques, toute la partie abdominale de la chaîne ganglionnaire,

(1) Claus, *Traité de zoologie*, 2e édition, fig. 614.
(2) Gegenbaur, *loc. cit.*

en rapport avec l'atrophie qui frappe l'abdomen de ces Crustacés, est représentée par un ganglion unique. » Et Milne-Edwards (1) de son côté attribue aux Anomoures les deux caractères suivants : « 1° ganglions nerveux du thorax réunis en une masse allongée ou formant une double chaîne longitudinale; 2° en général, point de ganglions nerveux distincts dans l'abdomen (exception : Pagures). »

Cette revue bibliographique suffit pour montrer qu'il reste encore à faire sur la grosse anatomie du système nerveux, et comme les questions discutées sont précisément relatives aux Anomoures, c'est-à-dire aux Crustacés qui, à tous égards, servent de transition entre les Brachyures et les Macroures, on ne jugera peut-être pas inutile une étude de ces formes de transition. Mes recherches se porteront sur d'autres formes de passage entre les différentes familles de ces groupes, sur les rapports plus précis du système nerveux avec l'appareil circulatoire et sur la valeur systématique des divers modes de condensation du système nerveux.

Laissant de côté les recherches histologiques, ce travail se divisera par conséquent en deux chapitres. Dans le premier, j'étudierai le système nerveux dans son ensemble, en suivant autant que possible la classification de Milne-Edwards; dans le second, je résumerai brièvement le résultat de mes observations sur les rapports du système nerveux avec l'appareil circulatoire.

§ 2. — **Système nerveux.**

J'étudierai successivement le système nerveux dans les Macroures, les Anomoures et les Brachyures.

(1) Milne-Edwards, *Recherches sur l'organisation et la classification des Crustacés.*

A. — MACROURES.

Famille des Salicoques (*Carididés*) (fig. 1). — La famille des Salicoques a été divisée par Milne-Edwards en quatre tribus, les Pénéens, les Palémoniens, les Alphéens et les Crangoniens. Les Pénéens se placent à la base de la famille et représentent en outre les Macroures les plus simples; les Crangoniens doivent être considérés, au contraire, comme les Salicoques les plus différenciés. Je n'ai pas étudié de représentants de la tribu des Alphéens.

Les Crustacés de la famille des Salicoques sont tous caractérisés par *un système nerveux extrêmement condensé dans le sens transversal et par une chaîne nerveuse abdominale composée de six paires de ganglions confondus deux à deux*. Dans la région thoracique les connectifs ganglionnaires ne sont jamais séparés qu'au niveau du passage de l'artère sternale, et dans la région abdominale ils sont complètement confondus en un cordon cylindrique, renflé par intervalle et émettant fréquemment des nerfs en dehors des points noueux qui correspondent aux ganglions. En un mot, *la fusion transversale des centres ganglionnaires et des connectifs atteint son maximum*.

Je n'ai pu malheureusement étudier les *Sergestes*, qui sont considérés comme les Salicoques les plus simples, mais j'ai eu l'occasion d'observer un certain nombre d'*Atya* (sp. nov.?) grâce à l'obligeance d'un jeune savant portugais, M. Nobre, qui avait reçu du Maroc un certain nombre de ces animaux.

Ce Crustacé est une grande crevette africaine, et il ne diffère des Palémons asiatiques étudiés par Milne-Edwards que par des caractères tout à fait secondaires; les centres nerveux thoraciques, notamment, forment une masse un peu plus étroite et en même temps plus allongée dans le sens longitudinal; les ganglions abdominaux proéminent très peu sur le cordon qui les porte et on ne peut guère sérieusement les étudier qu'au microscope.

Les Palémons de nos côtes, et notamment les *Palæmon serratus*, Fabr. et *squilla*, Linn., ne diffèrent pas sensiblement de l'espèce décrite et figurée par Milne-Edwards.

Le *Crangon vulgaris*, Fabr. (fig. 1), vulgairement Crevette grise, manifeste déjà un plus haut degré de condensation dans le sens longitudinal. La chaîne nerveuse abdominale est presque semblable à celle des Palémons, mais la masse ganglionnaire thoracique est plus condensée et moins allongée. On y distingue très nettement à l'œil nu, et beaucoup plus facilement à la loupe ou au microscope, un certain nombre de segments placés à la suite et séparés les uns des autres par des lignes plus claires. Tous ces segments sont symétriquement divisés en deux parties par une ligne continue qui correspond à l'axe du corps. Le premier segment (*o*) est formé par les ganglions sous-œsophagiens assez intimement confondus en une masse ovoïde allongée; les segments suivants, au nombre de cinq, correspondent respectivement aux paires nerveuses des diverses paires de pattes ambulatoires, et la perforation (*p*) qui livre passage à l'artère sternale se trouve normalement comprise entre les ganglions de la troisième et de la quatrième paires. Pour étudier la segmentation de la masse nerveuse thoracique dans un Macroure où cette masse est déjà singulièrement condensée, il n'est guère de meilleur type que cette espèce.

Famille des Palinuridés (fig. 2). — Les Palinuridés se rapprochent de la famille précédente par *la fusion transversale complète des ganglions et des connectifs de la chaîne abdominale;* ils se rapprochent de la famille des Salicoques et se distinguent des Astaciens par *la fusion transversale plus grande de la masse nerveuse thoracique;* caractère qui coïncide avec le phénomène des métamorphoses et des formes larvaires dans les deux familles.

Chez les Palinuridés, comme chez les Salicoques, la masse nerveuse thoracique ne présente pas d'autre perforation que celle destinée au passage de l'artère sternale. Dans la Langouste (*Palinurus vulgaris*, Latr.) les centres nerveux du

thorax forment, d'après Milne-Edwards, une espèce de gros ganglion ovoïde, fortement allongé dans le sens de la longueur, perforé en arrière, et ne présentant guère de centres un peu distincts que ceux réunis en avant au point d'arrivée des deux connectifs du collier œsophagien. Il n'en est pas de même dans le *Scyllarus arctus*, Fabr. (fig. 2), dont plusieurs beaux individus m'ont été envoyés de Marseille par MM. Marion, professeur à la Faculté des sciences, et Vayssière, maître de conférences. Dans cette espèce, la chaîne est remarquablement allongée dans la région thoracique et toutes les paires ganglionnaires qui la composent se distinguent avec une grande netteté. Je dois faire exception, toutefois, pour les ganglions sous-œsophagiens ; ceux-ci sont réunis en un centre court (*o*), aussi large que long, dans lequel il m'a été impossible de discerner les divers éléments formatifs. Les cinq paires nerveuses qui envoient des nerfs aux pattes ambulatoires sont toutes éloignées et bien séparées les unes des autres ; on distingue parfaitement les deux ganglions de chaque paire, enfin les ganglions proéminent fortement en dehors de leurs connectifs, et ceux-ci sont parfaitement séparés dans presque toute leur longueur quoique réunis transversalement dans un mince névrilème transparent. A l'œil nu ou avec l'aide des grossissements, ces connectifs se séparent très bien et se distinguent par une teinte plus opaque et par une structure fibreuse, sur le fond clair constitué par le névrilème. En réalité, ce système nerveux diffère beaucoup de celui des Langoustes et il se rapproche bien plus du système nerveux des Astaciens, quoiqu'il présente seulement la perforation (*p*) destinée au passage de l'artère sternale.

Famille des Astacidés (fig. 3). — Au point de vue de système nerveux, les Astacidés se rangent, naturellement, à la suite des Scyllares, et les Écrevisses comme les Homards ne diffèrent que très peu de ces derniers. *Leur système nerveux présente une concentration remarquablement plus faible dans le sens transversal et la concentration dans le sens longitudinal*

est égale ou plus faible. Partout les connectifs sont distincts dans la région thoracique, qu'ils soient ou non réunis par un névrilème dans les régions non traversées par l'artère sternale; partout aussi la séparation des connectifs commence à se manifester dans la chaîne abdominale et atteint son maximum de netteté à l'extrémité de la chaîne quoique, dans cette partie comme dans les autres, un névrilème réunisse toujours étroitement les deux connectifs.

C'est dans les Écrevisses (*Astacus fluviatilis*, Rond.) et dans les Homards (*Homarus vulgaris*, Bel.) que les centres nerveux et leurs connectifs présentent le degré le plus prononcé de condensation dans les deux sens. La chaîne ganglionnaire, dans sa région thoracique, est assez allongée et ses ganglions sont bien séparés; mais elle ne présente de perforation qu'au niveau de l'artère sternale et la dernière paire, celle qui correspond à la cinquième paire de pattes ambulatoires, est singulièrement rapprochée de la précédente.

Bien différent déjà est le système nerveux du *Nephrops Norwegicus*, Linn. (fig. 3) que j'ai pu étudier sur les splendides exemplaires recueillis pour moi à Arcachon par M. Durègne. Dans cette espèce les ganglions thoraciques s'éloignent dans le sens longitudinal et leurs connectifs se séparent dans le sens transversal. La distance qui sépare les deux dernières paires de ganglions thoraciques est au moins égale à celle que présentent entre eux les autres ganglions de la même région et, d'un autre côté, on observe quatre perforations dans cette chaîne nerveuse. La première est comprise entre les première et deuxième paires thoraciques (m^1, m^2), la deuxième entre les deux dernières paires (m^4, m^5), les autres entre les paires médianes; parmi ces deux dernières se trouve la perforation (p) occupée par l'artère sternale. Cette séparation très nette des connectifs dans la région thoracique caractérise absolument les Néphrops et les rapproche singulièrement des Thalassinidés du genre Axius.

Famille des Galathéidés (fig. 4). — Avec les Galathéidés, nous entrons dans une nouvelle série qui diffère de la précédente par *une condensation nerveuse en général plus prononcée dans le sens longitudinal et beaucoup moins dans le sens transversal.* Nous reviendrons plus loin sur la signification qu'il convient de donner à ce phénomène bizarre.

J'ai étudié le système nerveux de la *Galathea strigosa*, Fabr., sur des individus qui me furent envoyés de Marseille avec les Scyllares; son caractère fondamental est la présence d'*une chaîne ganglionnaire abdominale composée de cinq paires de centres réunies longitudinalement par des connectifs toujours très distincts et complètement séparés.* Les centres thoraciques pairs sont tous parfaitement nets. Le ganglion sous-œsophagien (*o*) m'a toujours montré cinq paires nerveuses très apparentes; la paire antérieure, destinée aux mandibules, ne se séparant pas toujours très nettement de la suivante. Les deux ganglions (m^1) qui desservent la première paire de pattes ambulatoires sont en contact immédiat avec la masse sous-œsophagienne; ils sont énormes et en cela tout à fait en rapport avec les fortes pinces qu'ils doivent innerver. Ces deux ganglions se rattachent aux autres centres thoraciques par deux connectifs médiocrement longs, mais très distincts, quoique réunis par un mince névrilème. Les quatre dernières paires thoraciques sont en contact et constituent un groupe ovoïde perforé en son centre; les ganglions de ces diverses paires se font tous remarquer par une grande netteté, les deux postérieurs comprennent entre eux un petit massif de cellules (a^1) qui envoie des nerfs au premier anneau abdominal.

Le premier ganglion (a^1) de la chaîne abdominale étant venu se souder aux ganglions thoraciques postérieurs, il en résulte que cette chaîne est réduite aux cinq paires ganglionnaires dont j'ai parlé plus haut. Les ganglions de chaque paire se distinguent toujours parfaitement, et ils sont en général situés à peu près au niveau des articulations qui réunissent les anneaux, le premier se trouvant compris

entre le deuxième et le troisième segment abdominal; toutefois, l'avant-dernière paire (a^5) se trouve au milieu du cinquième anneau abdominal et la dernière (a^2) (qui correspond à deux paires fusionnées) vers le milieu de l'avant-dernier anneau. Les ganglions de la deuxième paire (a) sont rattachés aux premiers centres (a^1) par deux très longs connectifs qui se séparent complètement dans toute la dernière moitié de leur trajet, aux ganglions de la troisième paire (a^3) par deux connectifs plus courts mais néanmoins séparés. Les autres connectifs de la chaîne sont simplement en contact, en arrière ils m'ont toujours paru parfaitement séparés un peu avant le dernier ganglion.

Famille des Thalassinidés (fig. 5). — Les Macroures de cette famille ont un abdomen allongé et replet qui renferme toujours une partie des organes glandulaires normalement renfermés dans la chambre thoracique. Ainsi les lobes du foie se prolongent en arrière jusque dans le premier anneau abdominal et les glandes génitales s'étendent, dans la région dorsale, sur toute la longueur de la queue jusqu'au telson; c'est là du moins ce que j'ai pu observer sur les deux espèces qui ont servi à mes recherches, la *Gebia deltusa*, Leach. et l'*Axius stirynchus*, Leach. Les Thalassinidés se cachent dans le sable et cette particularité rend leur recherche assez difficile; aussi n'ai-je pu disposer que d'un matériel peu riche, un Axius et deux Gebia recueillis à Saint-Waast par M. Malard.

Le système nerveux de l'*Axius stirynchus* (fig. 5) diffère très peu de celui du Néphrops, et son caractère essentiel est une séparation encore plus marquée des centres et des connectifs dans le sens transversal. Les divers groupes ganglionnaires de la masse nerveuse sous-œsophagienne (o) se manifestent avec une assez grande netteté et le dernier, celui qui correspond à la troisième paire de pattes-mâchoires, se trouve assez nettement séparé des autres. Entre ce groupe et la paire ganglionnaire des pattes ambulatoires antérieures, les connectifs sont déjà bien distincts, sans être

pourtant séparés complètement. Partout ailleurs, dans la région thoracique, les deux connectifs sont complètement distincts comme dans les Néphrops, et cette observation aura son importance pour expliquer certaines dispositions organiques présentées par les Pagures. La chaîne nerveuse abdominale se compose encore de six masses ganglionnaires, mais les connectifs qui réunissent ces masses sont bien nettement dessinés quoique réunis dans un névrilème commun, et on les voit même se séparer complètement entre les deux derniers centres ganglionnaires de l'abdomen.

Dans la *Gebia deltusa* nous rencontrons un système nerveux à peu près identique à celui de l'Axius, mais avec des connectifs absolument distincts sur presque toute la longueur de l'abdomen; la première paire de ganglions abdominaux se trouve déjà vers l'extrémité postérieure du thorax; c'est là une tendance à la concentration dans le sens longitudinal, qui s'accentue singulièrement chez les Pagures.

B. — ANOMOURES.

Le groupe des Anomoures est formé par des espèces qui, à l'exception des Pagures, servent de transition entre les Décapodes à longue queue ou Macroures et les Décapodes à courte queue ou Brachyures. A ce point de vue, l'étude des Anomoures est d'un grand intérêt et doit montrer comment s'effectue, pas à pas, le passage entre ces deux groupes extrêmes. Malheureusement tous les Crustacés anomoures ne se trouvent pas dans nos mers, et beaucoup de ceux qu'on y rencontre sont d'une rareté relativement grande. En fait, malgré toute la bonne volonté de MM. Durègne à Arcachon, Marion et Vayssière à Marseille, je n'ai pu me procurer que le Bernard l'Hermite et les deux Porcellanes de nos côtes. Par les résultats auxquels je suis arrivé, on jugera combien pourraient être fructueuses des recherches sur les autres Anomoures.

Famille des Paguridés (fig. 6 et 7). — On peut donner une

idée assez nette du système nerveux des Paguridés en disant que *c'est un système nerveux de Thalassinidé*, *beaucoup plus concentré dans le sens longitudinal*, *beaucoup moins dans le sens transversal*, *au moins dans la région de l'abdomen*. L'espèce que j'ai étudiée est le *Pagurus Bernhardus*, Linn., mais j'ai vérifié mes observations sur plusieurs espèces exotiques trouvées par hasard dans des coquilles de Gastéropodes.

Le système nerveux du Bernard l'Hermite se compose essentiellement d'un cerveau très volumineux (c), d'une masse ganglionnaire thoracique médiocrement allongée et d'une longue chaîne ganglionnaire abdominale. N'ayant pas spécialement étudié la distribution des nerfs dans les animaux qui font l'objet de ces recherches, je ne dirai rien du cerveau, sinon qu'il se fait remarquer, non seulement par ses grandes dimensions, mais par son allongement transversal. Quant à la masse ganglionnaire thoracique, elle *paraît* constituer un ovoïde allongé, présentant des saillies nerveuses sur les côtés et une perforation simple pour le passage de l'artère sternale. C'est là, en effet, tout ce que l'on voit à l'œil nu, et même à un minutieux examen à la loupe. Pour comprendre et étudier complètement cette masse thoracique, il est absolument nécessaire de porter son examen sur des individus *parfaitement injectés*. On s'aperçoit alors que cette masse est perforée, non seulement par l'artère sternale, mais par deux artérioles ascendantes issues de l'artère maxillo-pédieuse. La première de ces artérioles traverse la masse nerveuse entre (r) le premier et le deuxième renflement, la seconde entre (r') le deuxième et le troisième, elles sont de dimensions assez fortes, et si on ne les aperçoit pas sur des animaux non injectés, cela tient à la facilité avec laquelle on peut les briser dans la dissection et à leur transparence qui est presque égale à celle du névrilème environnant. Cette observation une fois faite, on constate que le premier renflement est très régulièrement ovoïde, que son extrémité antérieure correspond au ganglion sous-œsophagien (o), sa partie postérieure aux ganglions (m^1) des premières pattes ambulatoires, enfin que le

nerf de la patte gauche est beaucoup plus développé que celui de la patte droite, résultat facile à prévoir quand on sait à quel point ces deux appendices sont asymétriques. Le renflement suivant (m^2) appartient tout entier à la deuxième paire de pattes ambulatoires et le troisième (m^3) aux pattes de la troisième paire. Quant au petit renflement ganglionnaire (n) qui termine en arrière la masse thoracique et se limite en avant par la perforation sternale (p), il a une structure complexe puisqu'il émet les nerfs des deux dernières paires d'appendices thoraciques et ceux qui se distribuent dans la région antérieure de l'abdomen. Le renflement ganglionnaire postérieur correspond par conséquent à trois paires de ganglions; ces ganglions sont simplement déterminés par les nerfs qu'ils émettent; cela est très évident pour les deux dernières paires thoraciques, très réduites comme les segments qu'elles innervent, mais les premiers nerfs abdominaux se confondent d'abord avec les connectifs de la chaîne abdominale et ils s'en détachent peu à peu à mesure qu'on se dirige vers l'extrémité postérieure du corps.

Du reste, cette fusion des nerfs avec leurs connectifs est un caractère essentiel de la chaîne abdominale des Pagures; on la rencontre ailleurs, un peu dans toutes les familles, mais jamais avec un pareil degré de développement; sur tout leur trajet, les connectifs abdominaux émettent des nerfs nombreux et importants qui, naturellement, proviennent des ganglions situés dans leur voisinage. Un autre caractère de cette chaîne nerveuse est la séparation complète, absolue, des deux connectifs; cette disposition, qui commençait à prendre un grand développement dans les Gébies et les Axius, atteint ici son maximum d'intensité; les Galathées elles-mêmes, sous ce rapport, sont inférieures aux Pagures. De distance en distance les connectifs se réunissent dans les ganglions nerveux destinés à l'innervation de l'abdomen; ces ganglions *sont au nómbre de cinq* comme chez les Galathées, et sont tous très faciles à mettre en évidence; le dernier (a), un peu plus développé que les autres, se trouve

situé à la naissance des anneaux chitineux et résistants qui terminent l'abdomen.

Si nous comparons ce système nerveux à celui des Thalassinidés, nous verrons sans peine combien les analogies sont profondes. Les perforations (*r* et *r'*) correspondant aux deux artérioles sont remplacées, chez les Thalassinidés, par l'espace qui sépare les connectifs situés entre les ganglions des deux premières paires d'appendices thoraciques et entre ceux de la deuxième et de la troisième paire; enfin la première paire de ganglions abdominaux, déjà située dans le thorax chez les Gébies, est venue se confondre avec la masse thoracique comme chez les Galathéidés.

Tous les systèmes nerveux que j'ai décrits jusqu'ici sont, autant que je sache, étudiés pour la première fois. Il n'en est pas de même de celui des Pagures et son histoire est assez instructive par elle-même pour que je me permette de la rappeler ici. C'est Swammerdam (1) qui a le premier étudié le système nerveux du Pagure et la figure qu'il en donne serait complètement irréprochable si la commissure post-œsophagienne et les trois perforations de la masse ganglionnaire thoracique étaient représentées. Dans cette figure, d'ailleurs, les connectifs abdominaux sont incomplètement séparés, mais les nerfs internodaux sont nombreux et l'auteur a soin de faire observer que presque tous les nerfs qui partent des ganglions se distribuent aux muscles de l'abdomen, tandis que « ceux que produit le tronc de la moelle, dans les intervalles des nœuds, vont aux viscères ». Ainsi, Swammerdam a vu et figuré les cinq ganglions abdominaux du Pagure, mais cette observation commence à s'obscurcir avec Cuvier (2). « Le Bernard l'Hermite, dit ce dernier, paraît avoir beaucoup moins de ganglions que l'Écrevisse; on ne lui en voit que cinq », et l'on ne sait si ce nombre s'applique à la chaîne nerveuse tout entière ou seulement à sa partie abdominale. Milne-Edwards ne paraît pas s'être occupé du système

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

nerveux des Pagures; dans un travail (1) pourtant, il range le Bernard l'Hermite avec les Pagures dans un groupe caractérisé par la présence de plusieurs ganglions abdominaux. Depuis cette époque (1832), les idées se troublent de plus en plus et deviennent tout à fait fausses. M. Richard Owen (2) paraît avoir étudié avec soin le système nerveux du Pagure; il décrit notamment la commissure post-œsophagienne, les nerfs stomato-gastriques issus du collier œsophagien, la perforation sternale de la masse thoracique et les nerfs émis par cette dernière. Il fait remarquer ensuite que l'abdomen, étant gros et d'une sensibilité très grande, devrait être pourvu de ganglions importants et nombreux : « C'est pourtant le contraire qui s'observe, ajoute-t-il ; six ganglions bien développés distribuent leurs nerfs aux fibres musculaires de la queue du Homard, mais il n'y a pas de chaîne ganglionnaire dans la queue sensible du Bernard. Un ganglion, en vérité, s'y observe (le dernier ganglion, situé au voisinage de l'anus), mais sa situation et son rôle semblent infirmer l'hypothèse d'une fonction sensitive spéciale » et il semble à peu près exclusivement destiné à l'innervation des muscles de l'extrémité de la queue. Comme M. Richard Owen, Siébold et Stannius (3) ne signalent qu'un ganglion abdominal : « La portion abdominale postérieure de la moelle est formée par deux cordons qui partent du troisième ganglion abdominal (la masse ganglionnaire des pattes ambulatoires postérieures), et ne se réunissent qu'à une faible distance en avant de l'anus pour constituer un quatrième et dernier ganglion. » Cette opinion est aussi émise par les auteurs actuellement en usage; nous avons vu qu'elle était adoptée par M. Gegenbaur et nous la retrouvons formellement exprimée par M. Claus (4) sous la forme suivante : « Chez les Décapodes macroures il existe ordinairement six petits ganglions abdominaux qui sont tous

(1) Milne-Edwards. Recherches sur l'organisation et la classification des crustacés décapodes, *Ann. sc. nat.*, 1re série, t. XXV, 1832.
(2) *Loc. cit.*
(3) *Loc. cit.*
(4) *Loc. cit.*

confondus en une seule masse chez les Pagures. » La conclusion à tirer de cette étude, c'est que Swammerdam a eu raison contre les observateurs plus récents et que les idées fausses se perpétuent aussi bien, sinon mieux, que les idées les plus justes.

Famille des Porcellanidés (fig. 8, 9, 10 et 11). — Avec les Porcellanes, nous sommes à la limite peu précise qui sépare les Macroures des Brachyures; si elles sont Brachyures par la forme générale de leur corps et par leur queue repliée sous le thorax, elles sont Macroures par leur nageoire en éventail et par la structure de leur système nerveux. Chez les Porcellanes, en effet, *le système nerveux présente encore une chaîne abdominale à connectifs séparés et formée par cinq ganglions* comme chez les Galathées. Du reste, des différences importantes peuvent être relevées entre les deux espèces de nos côtes: *Porcellana longicornis*, Penn. et *P. platycheles*, Penn.

Le système nerveux de la *Porcellana longicornis* (fig. 8 et 9) se compose essentiellement du cerveau (*c*), de la masse ganglionnaire thoracique et d'une chaîne ganglionnaire *étendue sur presque toute la longueur de l'abdomen.* La masse ganglionnaire thoracique ne présente pas d'autre perforation que celle (*p*) destinée au passage de l'artère sternale; elle est plus concentrée que celle des Galathées tout en présentant comme elle des paires ganglionnaires extrêmement distinctes à l'exception de celles qui constituent le ganglion sous-œsophagien (*a*). Ces paires ganglionnaires sont au nombre de cinq et correspondent exactement aux cinq paires de pattes ambulatoires; entre les deux ganglions de la dernière paire, on observe un petit renflement (a^1) formé par des cellules nerveuses et correspondant à la première paire de ganglions abdominaux; cette paire est venue s'adjoindre à la masse thoracique comme chez les Galathées et les Pagures. Par conséquent, la chaîne nerveuse abdominale se composera de cinq groupes ganglionnaires seulement; les quatre premiers groupes sont formés chacun par une paire de ganglions bien distincts, le dernier (*a*), situé à la naissance

de l'avant-dernier anneau abdominal, est chargé au contraire de l'innervation des deux derniers anneaux de l'abdomen. Les centres nerveux de la chaîne sont réunis entre eux par deux connectifs parfaitement distincts malgré leurs faibles dimensions; on les aperçoit déjà bien à la loupe, mais comme la *P. longicornis* est un crustacé de très petite taille, le mieux est d'enlever tout le système nerveux avec précaution et de l'étudier au microscope dans la glycérine après l'avoir très légèrement coloré.

On étudiera de même, par les deux procédés, le système nerveux de la *Porcellana platycheles* (fig. 9 et 10), quoique cette espèce ait des dimensions un peu plus fortes que la précédente. On n'observera pas de différences sensibles dans la masse thoracique, toujours formée par des paires ganglionnaires très distinctes; mais on en relèvera de très grandes dans la chaîne abdominale. Celle-ci, en effet, se réduit à une longueur extrêmement faible et *se trouve tout entière logée dans le thorax;* elle comprend toujours cinq groupes nerveux manifestement réunis par paires dans les quatre premiers groupes, le dernier (*a*) innervant, comme de coutume, les deux derniers anneaux de l'abdomen. Malgré sa longueur très réduite, la chaîne abdominale est pourvue de ganglions bien développés et ses connectifs sont au moins aussi nettement séparés que ceux de la *P. longicornis.*

En résumé, *la Porcellana longicornis a encore un système nerveux de Macroure et notamment un système nerveux de Galathée, tandis que la Porcellana platycheles est manifestement Anomoure et pourvue d'un système nerveux probablement identique avec celui des Homoles.* Nous trouvons par conséquent ici deux espèces d'un même genre caractérisées par des groupements nerveux très différents; l'une est macroure, l'autre est déjà brachyure ou peu s'en faut. Je crois que c'est pour la première fois qu'on signale chez les Crustacés des observations de cette nature; en étudiant les Gastéropodes prosobranches, j'étais arrivé d'ailleurs à mettre en évidence des phénomènes tout à fait analogues; j'avais montré no-

tamment que, chez les Cérithidés, on trouve tous les passages entre le système nerveux dialyneure et la zygoneurie la plus différenciée, que certaines Struthiolaires ont un système nerveux de Cérithe et sont comme elles dépourvues de pénis, tandis que d'autres ont un système nerveux et un pénis de Chénopus ou de Strombe. Tous ces exemples suffiraient pour montrer la transformation lente et progressive des formes animales, en même temps que l'impossibilité presque absolue où l'on se trouve d'établir des limites précises entre les différents groupes.

Le système nerveux des vrais Anomoures adultes n'a, pour ainsi dire, pas été étudié jusqu'ici. Milne-Edwards (1) leur attribue un système nerveux qui dans « sa portion abdominale présente à peine des traces de ganglions »; il figure d'ailleurs le système nerveux de l'Homole, mais il représente sa chaîne abdominale par un simple cordon nerveux, ce qui me porterait à croire que cette espèce se trouve encore plus rapprochée des Brachyures que la *Porcellana platycheles*. Fr. Müller (2) a incomplètement observé la masse thoracique ganglionnaire des Porcellanes, un peu mieux la chaîne abdominale : « Dans chacun des anneaux de l'abdomen, dit-il, se trouve un ganglion nerveux très net, qui se met en relation avec les ganglions voisins par deux connectifs, » et les Porcellanes seraient pour lui des crabes demeurés stationnaires au stade mégalope, ce qui correspond parfaitement, d'ailleurs, à la signification systématique des caractères anatomiques. M. Claus s'est également occupé des Porcellanes, mais ses recherches se sont limitées aux larves et ne font pas connaître, par conséquent, la structure de l'animal adulte.

C. — BRACHYURES.

Les Brachyures ne présentent plus de chaîne ganglionnaire abdominale ; l'abdomen étant toujours très réduit, les

(1) Milne-Edwards, *Histoire naturelle des Crustacés*.
(2) *Loc. cit.*

ganglions abdominaux ne doivent avoir eux-mêmes que des dimensions très faibles et ils se sont tous fusionnés en une seule masse, très peu développée, qui est venue se joindre à l'extrémité postérieure de la masse thoracique, de la même manière que le premier ganglion abdominal des Galathées, des Pagures et des Porcellanes. En raison même de sa grande condensation, le système nerveux des Brachyures ne présente qu'un intérêt très restreint et je me contenterai de signaler très brièvement quelques observations relevées sur un grand nombre d'espèces.

Les crabes de la *famille des Oxystomes* se placent très manifestement à la suite des Anomoures. Leur masse ganglionnaire thoracique, perforée par l'artère sternale, est formée de cinq paires ganglionnaires extrêmement nettes; en avant de la première paire se trouve le ganglion sous-œsophagien, tandis que le centre abdominal est compris entre les deux ganglions de la dernière paire. Tout cet ensemble forme une masse ovoïde, d'autant plus allongée qu'on se rapproche des formes les plus inférieures du groupe. Dans le *Corystes dentatus*, Latr. (fig. 12), l'ensemble des ganglions thoraciques ressemble étonnamment à la masse ganglionnaire thoracique des Porcellanes. Elle est un peu plus renflée en arrière et moins allongée dans l'*Atelecyclus cruentatus*, Desm., enfin elle se réduit encore un peu plus dans le sens de la longueur dans le *Calappa granulata* Fabr.

Les crabes rangés dans la *famille des Catométopes* présentent des caractères à peu près identiques; ils ne diffèrent des Oxystomes que par une concentration un peu plus grande des ganglions dans le sens longitudinal. C'est là, du moins, ce que j'ai pu observer sur quelques *Pinnotheres pisum*, Latr., et sur de nombreux exemplaires de *Grapsus varius*, Latr.

Au point de vue du système nerveux, les *Cyclométopes* constituent à tous égards une grande famille de transition dans laquelle on voit se confondre peu à peu les différents centres ganglionnaires groupés dans la masse thoracique, c'est aussi dans ce groupe qu'on voit disparaître la perfo-

ration sternale. La famille des Cyclométopes se divise en deux tribus, les Portuniens et les Cancériens. Or tous les Portuniens que j'ai étudiés (*Portunus puber*, Linn., *P. corrugatus*, Leach) se distinguent encore par une perforation sternale aussi nette que celle du *Carcinus mænas*, espèce très fréquemment étudiée jusqu'ici ; dans la tribu des Cancériens on observe la perforation dans le Tourteau (*Platycarcinus pagurus*, M.-E.), mais elle fait absolument défaut chez les Xanthes, qui appartiennent pourtant à un genre très voisin (*Xantho rivulosus*, M.-E.). Par conséquent, l'*existence d'une masse thoracique imperforée n'est pas un caractère exclusif des Oxyrhinques*, et l'on doit considérer avec Milne-Edwards les Xanthes et les formes voisines comme les Cyclométopes les plus rapprochés des Oxyrhinques. Au sujet du *Carcinus mænas*, je dois faire observer que le cordon abdominal impair, figuré par tous les auteurs, et considéré parfois comme un prolongement ganglionnaire (voyez plus haut, p. 11 et 12), est en réalité formé par un paquet de nerfs abdominaux assez distincts, même à leur origine. Cette disposition vient d'être figurée par M. Vayssière (1) et mes observations confirment complètement les siennes.

Chez tous les *Oxyrhinques* étudiés jusqu'ici, la masse thoracique est imperforée; Milne-Edwards a représenté plusieurs fois cette disposition dans le *Maïa squinado* et Carus dans le *Pisa tetraodon* (2) ; c'est ce que j'ai observé moi-même dans les espèces suivantes : *Pisa Gibbisi*, Leach, *Stenorhynchus phalangium*, Aud. et *Inachus scorpio*, Fabr. La distinction des centres ganglionnaires est le plus souvent impossible chez les Oxyrhinques; pourtant on l'observe encore assez bien dans les Pisa, et Carus l'a très nettement signalée dans le *Pisa tetraodon*. La figure donnée par ce dernier auteur est inexacte en ce sens qu'elle indique un ganglion abdominal logé dans le thorax et réuni par deux longs connectifs aux ganglions thoraciques.

(1) Vayssière, *Atlas d'anatomie des Invertébrés*, Paris, 1888.
(2) Carus, *Tabulæ anatomiam comparativam*, pars VIII, Leipzig, 1848.

§ 3. — Rapports du système nerveux avec l'appareil circulatoire (fig. 13).

La plupart des rapports qui existent entre le système nerveux et l'appareil circulatoire artériel sont connus depuis longtemps et ont été signalés par différents auteurs, notamment par Milne-Edwards. Ainsi, l'on sait que le tronc artériel, issu postérieurement du cœur, se divise en deux branches : l'une qui se dirige en arrière dans la région dorsale et reçoit le nom d'*artère abdominale supérieure* (*s*); l'autre, l'*artère sternale* (*v*), qui plonge verticalement vers le sternum, traverse la chaîne nerveuse entre les ganglions thoraciques de la troisième et de la quatrième paire et se divise en deux branches médianes, l'une antérieure connue sous le nom d'*artère maxillo-pédieuse* (*f*), l'autre postérieure sous le nom d'*artère abdominale inférieure* (*i*). Ces deux dernières artères sont naturellement situées au-dessous de la chaîne ganglionnaire nerveuse; l'artère abdominale supérieure, au contraire, est située au-dessus, et il en est de même des trois artères issues de l'extrémité antérieure du cœur, l'*artère ophthalmique* (*l*) médiane et impaire et les deux *artères antennaires*.

Artères antennaires et ophthalmique. — Ces trois artères envoient des rameaux plus ou moins nombreux et importants au cerveau, observation faite d'ailleurs en partie par Milne-Edwards, et signalée par Claus, dans ses recherches sur les larves de Crustacés. Une observation qui n'a pas été faite jusqu'ici, et qui mérite cependant qu'on en tienne compte, est relative aux rapports qui existent entre les artères antennaires et les deux branches latérales antérieures de l'artère maxillo-pédieuse. Quand elles ont irrigué les antennes et les yeux, les artères antennaires se portent en dedans, sous le rostre, à la rencontre l'une de l'autre, elles se confondent, et le tronc commun, fort grêle, qui résulte de cette fusion, se dirige en arrière, du côté de l'œsophage, compris dans ce trajet entre les connectifs du collier œsophagien. En arrière, ce tronc se ramifie sur les parois de l'œsophage et se confond

avec les artérioles œsophagiennes, qui proviennent de la bifurcation de l'artère maxillo-pédieuse. Ainsi se constitue un collier artériel plus ou moins en forme de réseau, collier qui met en relation le système vasculaire dorsal avec le système vasculaire ventral. Ces faits ont été observés sur l'*Astacus fluviatilis;* ils sont très difficiles à mettre en évidence, et je n'ai pu les étudier dans le groupe tout entier. Du reste, ils subissent des modifications qui seront développées dans un mémoire ultérieur actuellement terminé, et consacré tout entier à la circulation chez les Crustacés décapodes.

Artère sternale. — On connaît les relations constantes de l'artère sternale (v) avec la chaîne nerveuse dans sa région thoracique; on sait aussi que cette artère cesse de traverser la masse ganglionnaire thoracique chez les Brachyures du genre Xantho, crustacés très voisins des Tourteaux, qui présentent encore les relations fondamentales de l'artère sternale.

On aurait tort de croire que l'artère sternale traverse seule la chaîne ventrale thoracique; nous avons vu que des artérioles ascendantes contractaient avec elle les mêmes rapports chez les Pagures (fig. 6 et 7); connaissant le degré de condensation de la masse thoracique chez ce dernier, on doit croire que ses deux perforations antérieures (r, r'), morphologiquement semblables à celle des Thalassinidés, sont restées intactes, grâce aux artérioles qui les traversent. Quand on étudiera sur des animaux injectés les relations de l'appareil circulatoire avec le système nerveux, chez les Gébies et chez les Axius, je suis persuadé qu'on y retrouvera les deux grosses artérioles ascendantes des Pagures.

Chez les Xanthes, des artérioles ascendantes traversent aussi la masse des ganglions thoraciques; mais elles n'offrent pas de rapports constants avec cette dernière, et c'est pourquoi je me contente de les signaler ici.

Artères abdominales. — A. Krohn (1) étudiant l'appareil

(1) A. Krohn, *Ueber das Gefässsystem des Flusskrebses*; *Isis*, vol. XXVII 1834. « Die tiefe Schanzarterie zeigt sich mir nur als ein untergeordneter

circulatoire de l'Écrevisse s'exprime, au sujet des artères abdominales, de la manière suivante : « L'artère abdominale inférieure n'est pour moi qu'une branche subordonnée d'anastomose entre les deux troncs principaux du bulbe cardiaque, puisqu'elle se met en relation immédiate avec l'artère abdominale supérieure, bifurquée vers l'extrémité de la queue. » Cette observation est exacte, je l'ai précisée et étendue à tout le groupe des Décapodes, dans une note relativement récente (1). En résumé, voici comment sont disposées ces artères : le vaisseau abdominal supérieur (*s*), arrivé dans l'avant-dernier anneau de l'abdomen, se met en relation par deux branches plus ou moins puissantes avec l'artère abdominale inférieure (*i*); ces deux branches passant à droite et à gauche du tube digestif, celui-ci se trouve embrassé dans un collier vasculaire (*t*); chez la plupart des crabes, il y a même un plus grand nombre de colliers artériels péri-intestinaux; dans tous les cas, et c'est la relation anatomique que je tiens à signaler ici, *il y a toujours un collier artériel péri-intestinal situé en arrière du dernier ganglion de la chaîne nerveuse abdominale.*

J'ai étudié de très nombreux Crustacés décapodes, j'ai répété les dissections et les injections, cette règle est restée absolument générale; les Crevettes (*Crangon vulgaris*) et les Homards (*Homarus vulgaris*), qui sont les types les moins commodes pour cette étude, les Pagures, dont l'appareil circulatoire est aberrant au moins dans la région abdominale, tous m'ont présenté les rapports signalés plus haut. Toutefois, chez les Pagures, l'artère dorsale abdominale se jette dans sa branche ventrale, en arrière du dernier ganglion nerveux, sans qu'il se forme de collier vasculaire péri-intestinal.

De l'irrigation du système nerveux. — Il suffit d'étudier le

anatomischer Ast zwischen den beiden Hauptzweigen des Bulbus, da er m der am Ende des Schwanzes bifurkirten obern Arterie desselben in unmittelbare Verbindung trit. »

(1) E.-L. Bouvier. Sur l'appareil circulatoire des Maïa, Grapsus, etc. *Bull. soc. philom.*, 7e série, t. XII.

système nerveux d'un Crustacé décapode sur un animal parfaitement injecté, pour se faire une idée de la richesse d'irrigation de tout le système. Un réseau étroit le colore d'une manière intense, et les branches de ce réseau se ramifient en tous sens dans la matière nerveuse. On ne rencontre nulle part une irrigation plus riche, pas même dans les régions intestinales les plus abondamment pourvues de vaisseaux sanguins. Ce sont principalement les artères du système ventral, artère maxillo-pédieuse et artère abdominale inférieure, qui sont chargées de cette irrigation ; mais j'ai montré plus haut que les artères antérieures du système dorsal envoyaient aussi un nombre très considérable d'artérioles au cerveau. Ce sont des artérioles plus importantes que les autres et très constantes dans leurs rapports, qui traversent en deux points la masse ganglionnaire thoracique du Bernard l'Hermite. Claus a signalé tous ces réseaux vasculaires dans les larves (1).

§ 4. — **Conclusions.**

Ce n'est pas sans motif que j'ai suivi, aussi complètement que possible, la classification de Milne-Edwards. J'aurais pu choisir celle d'un autre carcinologiste éminent, Claus, mais j'ai dû l'abandonner quand j'ai voulu tenir compte des affinités naturelles entre les différentes familles. Ainsi, en dehors des Notopodes (la plupart des Anomoures), Claus (2) place, à la base du groupe des Crustacés brachyures, les Oxystomes, mais il en écarte les Corystidés, qu'il range parmi les Cyclométopes ; on ne peut justifier ce déplacement qu'en s'appuyant sur la forme générale du corps, mais cette considération perd singulièrement de sa valeur, si l'on observe que, de tous les Brachyures, ce sont précisément les Corystes qui se rapprochent le plus des Anomoures par leur système nerveux. En tous cas, les Corystes ne sauraient se placer parmi les

(1) Claus, *Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Decapoden. Arbeiten aus dem zool. Inst. d. Univ. Wien*, t. V, 1884.
(2) Claus, *Traité de zoologie*, trad. française, 2e édition.

Cyclométopes, car leurs ganglions thoraciques sont parfaitement distincts, et la masse qu'ils forment est traversée par l'artère sternale.

J'ai montré plus haut comment les Catométopes ou Grapsoïdés servaient d'intermédiaires naturels entre les Oxystomes et les Cyclométopes; Claus les place, au contraire, au sommet de la série des Brachyures; quant aux Oxyrhinques, il les intercale entre les Oxystomes et les Cyclométopes, lorsque tous leurs caractères exigent qu'on leur donne la place la plus élevée dans le sous-ordre des Décapodes. L'étude de l'appareil circulatoire justifie d'ailleurs complètement ces conclusions.

A mon avis, le résultat principal de ce travail est de dégager une loi qui n'a jamais été mise en évidence jusqu'ici. J'ai étudié les Décapodes dans l'ordre ascendant de leur perfectionnement progressif; toutefois, obligé de disposer les familles les unes à la suite des autres, je dois faire observer que, dans une classification naturelle, elles ne se placeraient pas toutes dans cet ordre; ainsi les Astacidés d'eau douce terminent probablement un rameau issu des Astacidés marins; ainsi, les Thalassinidés me paraissent être des Astacidés marins qui se sont abrités dans le sable, et ont fini par donner naissance aux Paguridés qui s'abritent dans des coquilles et forment le dernier terme d'un autre rameau; ainsi encore, les Porcellanidés, et peut-être d'autres Anomoures, se rattachent directement aux Galathéidés, et servent de point de départ aux Brachyures proprement dits. Or, si l'on étudie le système nerveux des Macroures et des Anomoures dans ces trois rameaux, qui comprennent à eux seuls à peu près tous les Décapodes, on est frappé par les faits suivants : chez les Salicoques, qui sont placés à la base du sous-ordre, le système nerveux présente son maximum de condensation dans le sens transversal; chez les Astacidés, cette condensation a déjà beaucoup diminué, surtout dans les Néphrops; enfin, si l'on se dirige, soit du côté des Porcellanes par les Galathéidés, soit du côté des Pagures par les

Thalassinidés, on voit la dissociation transversale s'accentuer de plus en plus. Les Palinuridés forment un rameau à part et se rapprochent beaucoup des Salicoques; ils ont aussi un système nerveux très condensé dans le sens transversal, surtout chez la Langouste. La loi à tirer de ces faits, c'est que, *chez les Décapodes, la concentration du système nerveux dans le sens transversal va en diminuant, à mesure qu'on se rapproche des Brachyures.*

Cette loi est absolument exacte si l'on considère la chaîne abdominale ; elle est seulement d'une exactitude relative si l'on étudie les ganglions thoraciques. Il est aisé de justifier cette légère divergence. A mesure que le système nerveux se dissocie transversalement, il éprouve une tendance à se condenser longitudinalement. Cette tendance est déjà manifeste dans la région de l'abdomen, et l'on a vu le premier ganglion abdominal des Galathées, des Pagures et des Porcellanes, venir se fusionner avec les ganglions thoraciques, elle est beaucoup plus marquée encore dans la région thoracique. Là, en effet, les ganglions sont beaucoup plus gros, plus rapprochés, et les connectifs qui les relient sont par conséquent plus courts. A mesure que la concentration longitudinale s'accentue dans cette région, on verra les connectifs se réduire de plus en plus et ils finiront par devenir si courts que le faible intervalle qui les sépare disparaîtra complètement. Toutefois, cette disparition des intervalles situés entre les connectifs peut persister longtemps encore en dépit de la concentration longitudinale manifeste des centres nerveux, et chez les Pagures, où elle est déjà portée très loin dans la région thoracique, presque tous les espaces interconnectivaux sont encore parfaitement persistants. On pourrait résumer tous ces faits en disant que *la condensation des centres et des connectifs nerveux dans le sens longitudinal est inverse de la condensation dans le sens transversal; dans le sens longitudinal elle augmente à mesure qu'on se rapproche des Brachyures, tandis qu'elle diminue au contraire dans le sens transversal.* On se convaincra de la vérité de

cette loi en jetant un coup d'œil sur les figures 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10 et 12 qui accompagnent ce mémoire; l'examen de ces figures montrera en outre que la condensation longitudinale dans la région thoracique suit quelquefois une marche un peu irrégulière (fig. 1 et 2), tandis que la dissociation dans le sens transversal se manifeste partout avec une régularité parfaite.

Si la condensation des centres et des connectifs nerveux diminue chez les Décapodes, à mesure qu'on s'élève dans l'ordre, on ne saurait en dire autant des autres ordres de Crustacés. Dans chacun de ses ordres, en effet, on voit la condensation longitudinale généralement marcher de pair avec la condensation transversale, et il en est ordinairement de même chez les autres Articulés. Cette loi est particulière aux Décapodes et pourra peut-être servir à l'étude de leurs affinités ; si elle n'a pas été signalée jusqu'ici, c'est qu'on a précisément omis d'étudier les formes qui la rendent manifeste à tous les yeux, les Néphrops, les Galathées, les Thalassinidés et les Pagures.

Un autre résultat non moins important est d'avoir montré comment s'opère progressivement le passage de la forme macroure à la forme brachyure; *ce passage s'effectue en trois temps : dans le premier, un ganglion abdominal vient se joindre à la masse thoracique ; dans le deuxième, la chaîne ganglionnaire se raccourcit notablement et se localise dans le thorax; dans le troisième, cette chaîne réduite entre en contact intime avec les centres de la région thoracique.* Les Galathées et les Pagures sont au premier stade, les Porcellanes au second, les Crabes au troisième.

Je devrais signaler, en outre, les relations très instructives qui existent entre le système nerveux et l'appareil circulatoire, mais je me contente des notions que j'ai données à ce sujet, me proposant d'y revenir avec plus de détails dans un travail ultérieur ; quant aux autres résultats particuliers, ils ont été mis en relief dans le corps de ce mémoire.

Tous mes remercîments aux personnes qui m'ont aidé

dans la préparation de ce mémoire : à M. Edmond Perrier, professeur au Muséum d'histoire naturelle, dans le laboratoire duquel j'ai effectué toutes mes recherches ; à M. A. Milne-Edwards, dont la bibliothèque a servi à mes recherches bibliographiques ; à MM. Marion et Vayssière, de la Faculté des sciences de Marseille ; enfin à M. Durègne, directeur du laboratoire d'Arcachon, qui m'ont procuré la plupart des matériaux dont j'avais besoin.

Paris, 30 décembre 1888.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Lettres communes. — *c*, cerveau ; *œ*, connectif formant le collier œsophagien ; *d*, commissure post-œsophagienne ; *x*, origine du sympathique sur le collier œsophagien ; *o*, ganglion sous-œsophagien ; m^1, m^2, m^3, m^4, m^5, paires ganglionnaires correspondant aux 1re, 2e, 3e, 4e et 5e paires de pattes ambulatoires ; *p*, perforation servant au passage de l'artère sternale ; a^1, a^2, a^3, a^4, a^5, paires ganglionnaires correspondant aux 1er, 2e, 3e, 4e et 5e anneaux abdominaux ; *a*, ganglion anal servant à l'innervation des deux derniers anneaux de l'abdomen.

Fig. 1. — *Crangon vulgaris.* — Système nerveux complet.

Fig. 2. — *Scyllarus actus.* — Id.

Fig. 3. — *Nephrops norwegicus.* — Id.

Fig. 4. — *Galathea strigosa.* — Id.

Fig. 5. — *Axius stirynchus.* — Id.

Fig. 6. — *Pagurus Bernhardus.* — Système nerveux complet. — *r*, orifice servant de passage à l'artériole antérieure ; *r'*, orifice servant de passage à l'artériole postérieure ; *n*, masse ganglionnaire correspondant aux deux dernières paires thoraciques et à la première paire abdominale.

Fig. 7. — *Pagurus Bernhardus.* — Masse ganglionnaire thoracique. Mêmes lettres que dans la figure précédente.

Fig. 8. — *Porcellana longicornis.* — Système nerveux à l'exception des ganglions cérébroïdes.

Fig. 9. — *Porcellana longicornis.* — Animal figuré avec son système nerveux. Grossissement 2 1/2.

Fig. 10. — *Porcellana platycheles.* — Système nerveux complet.

Fig. 11. — *Porcellana platycheles.* — Animal figuré avec son système nerveux. Grandeur naturelle.

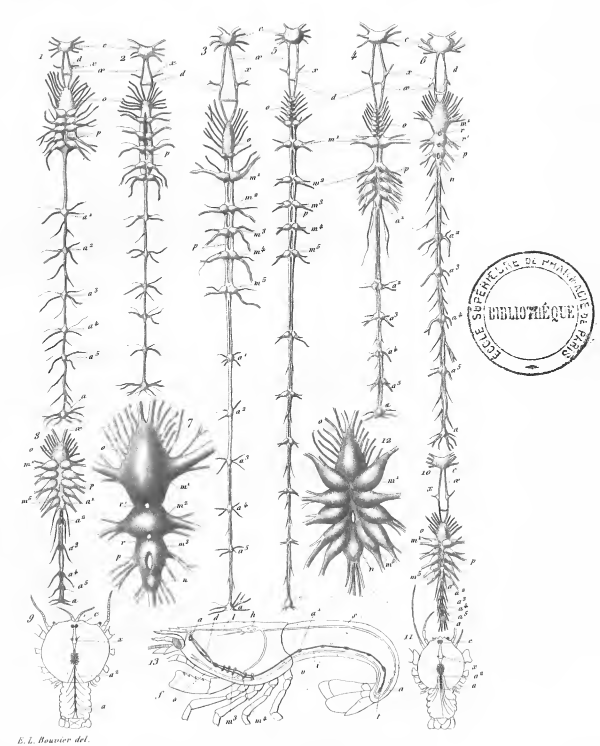
Fig. 12. — *Corystes dentatus.* — Masse ganglionnaire thoracique très fortement grossie.

Fig. 13. — Schéma représentant les rapports de l'appareil circulatoire avec le système nerveux chez les Crustacés décapodes. — *l*, artère ophthalmique ; *h*, cœur ; *s*, artère abdominale supérieure ; *i*, artère abdominale inférieure ; *v*, artère sternale ; *f*, artère maxillo-pédieuse ; *t*, collier artériel péri-intestinal.

Vu : Bon à imprimer :
Le Président de la thèse,
A. MILNE-EDWARDS.

Vu et permis d'imprimer,
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.

Vu : *Le directeur de l'École,*
G. PLANCHON.



E. L. Bouvier del.

Système nerveux des Crustacés.

Imp. Lemercier et Cie Paris.